Stratifikation von Nachtfaltern in einem oberfränkischen Laubwald (Lepidoptera)

Jan Beck und Christian H. Schulze

Dipl.-Biol. Jan Beck, Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie, Theodor-Boveri-Institut für Biowissenschaften, Universität Würzburg, Am Hubland, D-97074 Würzburg, Deutschland; E-Mail: jbeck@biozentrum.uni-wuerzburg.de

Dr. Christian H. Schulze, Lehrstuhl Tierökologie I, Universität Bayreuth, Postfach 10 12 51, D-95440 Bayreuth, Deutschland; E-Mail: chr.h.schulze@gmx.de

Zusammenfassung: Um die Nachtfalterfaunen in Baumkronen und im Unterwuchs eines mitteleuropäischen Buchenwaldes zu untersuchen, wurden an zwei Standorten, einem Naturwaldreservat und einer bewirtschafteten Waldfläche, im Juli und August 1999 jeweils mehrere Lichtfänge durchgeführt. Berücksichtigt wurden ausschließlich Makrolepidopteren. In den Baumkronen waren weder mehr Individuen noch eine höhere α-Diversität zu finden als an den zugehörigen Unterwuchsstandorten. Dieses Ergebnis bleibt auch bei isolierter Betrachtung der Familien Noctuidae und Geometridae bestehen. Bei letzteren wurde sogar eine signifikant niedrigere Diversität in der Baumkrone an einem der Standorte gefunden. Die Unterschiede der Artengemeinschaften in Krone und Unterwuchs waren gering.

Stratification of moths within a beech forest in Upper Franconia (Lepidoptera)

Abstract: The present study investigated moth communities in canopy and understorey of a central European beech forest. At two sites, in a forest reserve and an economically used forest, we collected macrolepidoptera by light trapping in July and August 1999. At the canopy sites neither more individuals nor a higher α-diversity were recorded than at the corresponding understorey sites. This result also remained valid when the species-rich families Noctuidae and Geometridae were analysed separately. The latter even showed a significantly lower diversity at one of the canopy sites. The between-habitat differences of the species communities in canopy and understorey were small.

Einführung

Untersuchungen der Diversität und Struktur von Insektengemeinschaften in Wäldern haben in den letzten beiden Jahrzehnten an Bedeutung gewonnen (vergleiche Kim 1993). Für eine Reihe von Insektengruppen zeigte sich dabei, daß vor allem in tropischen Regenwäldern der größte Teil der Individuen und/oder Artenvielfalt in den Baumkronen zu finden ist (Basset et al. 1992, DeVries et al. 1997, Kato et al. 1995, Stork et al. 1997, Sutton et al. 1983). Erstaunlicherweise liegen aus den ansonsten viel besser erfaßten temperaten Wäldern relativ wenige Vergleichsstudien zur vertikalen Stratifikation von Insekten vor (zum Beispiel Thomas & Thomas 1994, Thomas 1996). Mit dem Ziel, vergleichbare Daten zu Studien zur Stratifikation von Nachtfaltern in Malaysia (Beck et al. 2001, Schulze 2000, Schulze et al. 2001) zu erheben, fingen wir deshalb im Sommer 1999 nachtaktive Makrolepidopteren an zwei Standorten in einem mitteleuropäischen Laubwald. Aufgrund seiner naturnahen Wirtschaftsweise bot sich das Waldgebiet des Forstamts Ebrach im Steigerwald (Oberfranken, Bayern) besonders für unsere Studie an. Folgende Fragen sollen mit den gesammelten Daten beantwortet werden:

- Unterscheidet sich die Diversität der nachtaktiven Lepidopteren zwischen Baumkrone und Unterwuchs des Waldes?
- Wie unterschiedlich sind die Artengemeinschaften zwischen diesen Vegetationsschichten?
- Zeigen einzelne Gruppen (Familien) der Nachtfalter ein abweichendes Muster von allgemeinen Trends?

Untersuchungsgebiet und Methodik

Im Gebiet des Forstamts Ebrach wählten wir zwei Standorte, die ca. 2 km voneinander entfernt sind:

St1: Das Naturwaldreservat „Brunnstube“ (N 49° 51‘35“, E 010° 29‘58“) ist ein seit 1972 unbewirtschafteter, nahezu reiner Rotbuchenbestand (*Fagus sylvatica*) mit bis zu 300 Jahre alten Bäumen. Seegras (*Bryzinum* sp.) bildet die dominante Vegetation am Boden.

St2: Der bewirtschaftete Hochwald (N 49° 51‘01“, E 010° 31‘21“) bestand am Fangort ebenfalls fast ausschließlich aus Rotbuchen in einem Alter von ca. 80–100 Jahren, in einiger Entfernung waren jedoch Gruppen jüngerer Birken und Fichten zu finden. Der Unterwuchs zeichnete sich durch einen geringen Deckungsgrad aus.

Die Höhe beider Standorte liegt um 400 m ü. NN.

An beiden Standorten führten wir jeweils synchrone Lichtfänge in Bodennähe und in einer darüber liegenden Rotbuchenkrone in ca. 27 m Höhe durch (Aufstieg mit Hilfe der „single rope technique“, Moffet & Lowman 1995). Als Lichtquelle verwendeten wir relativ schwache, akkubetriebene UV-Leuchtstoffröhren (15 Watt, Sylvania Blacklight Blue), die in einem weißen, reflektierenden Gazezylinder (ca. 1,30 m hoch, 80 cm Durchmesser) angebracht waren. Die schwachen Lichtquellen sollten sicherstellen, daß nur Falter aus dem Nahbereich angelockt werden. Studien an einzelnen Arten (zum Beispiel Muirhead-Thompson 1991) zeigten allerdings, daß der Einzugsbereich selbst bei Verwendung viel stärkerer (125–250 Watt) Lichtquellen einen effektiven Fangradius von meist nicht mehr als 30 m hat, so daß mit den verwendeten Leuchtstoffröhren Unterschiede der Artengemeinschaften zwischen Krone und Bodenbereich deutlich nachgewiesen werden können (Beck et al. 2001, Schulze et al. 2001). Die meist zweistündigen Fänge begannen jeweils in der späten Dämmerung. Die genauen Fangdaten sind Tabelle 1 zu entnehmen. Die Nomenklatur folgt Karsholt & Razowski (1996).

Da die Anzahl gefundener Arten im allgemeinen von der Anzahl gefangener Individuen abhängt, solange die

Tab. 1: Fangdaten aller 8 Lichtfänge im Sommer 1999. An jedem Fangabend (4 pro Habitat) wurde synchron sowohl in der Baumkrone als auch im Unterwuchs geleuchtet.

Datum	Standort	Fangzeit [h MESZ]	Sonnenuntergang [h MESZ]	Anmerkungen
2. Juli	St1	22.15–0.15	21.30	
3. Juli	St1	22.15–0.15	21.30	
13. Juli	St1	23.00–1.00	21.23	Regen
15. Juli	St2	22.15–0.15	21.21	
31. Juli	St1	22.00–0.00	21.06	
16. Aug.	St2	21.45–23.20	20.36	Regen
25. Aug.	St2	21.20–23.00	20.08	Vollmond
1. Sept.	St2	21.15–23.15	20.04	

Tab. 2: Individuen- und Artzahlen einzelner Familien für alle Standorte zusammengefaßt.

Familie	Individuen	Arten
Hepalidae	1	1
Limacodidae	7	1
Lasiocampidae	8	3
Sphingidae	6	3
Drepanidae	168	7
Geometridae	636	72
Notodontidae	48	6
Noctuidae [incl. Nolidae]	300	49
Pantheidae	7	1
Lymantriidae	53	2
Arctiidae	46	5
Σ	**1280**	**150**

Fauna eines Gebiete nicht vollständig erfaßt ist (Hayek & Buzas 1997), ist die reine Artenzahl in vielen Fällen kein sinnvolles Maß für Diversität. Vielmehr ist es nötig, ein Diversitätsmaß zu verwenden, das vom Sammelaufwand weitgehend unabhängig ist und somit einen Vergleich zwischen verschiedenen Fangorten erlaubt (Hayek & Buzas 1997, Southwood & Henderson 2000). Zur Quantifizierung der α-Diversität (Diversität innerhalb eines Habitates) verwendeten wir folgende Verfahren:

Fisher's α, einer der ältesten Indizes, der auf der Annahme beruht, daß die Arten-Abundanz-Verhältnisse einer Aufsammlung dem statistischen Verteilungsmodell der logarithmischen Serie („Logserie") folgen. Vielfache Untersuchungen mit realen und simulierten Daten haben gezeigt, daß diese Annahme meist empirisch gerechtfertigt ist, insbesondere in Bezug auf Lepidopteren (Robinson 1998).

Seit wenigen Jahren gibt es eine Reihe von Hochrechnungsverfahren, die aus unvollständigen Faunenerfassungen Schätzungen für die tatsächliche in einem Gebiet zu erwartende Artenzahl geben. Wir präsentieren hier **Chao1-Schätzungen** (Colwell & Coddington 1994), die sich in kritischen Untersuchungen als relativ verläßlich herausgestellt haben (Peterson & Slade 1998, Pogue 1999, Süssenbach & Fiedler 1999). Eine detaillierte Beschreibung dieses Extrapolationsverfahrens ist zum Beispiel bei Chazdon et al. (1998) und Colwell (1997) zu finden.

Um Fisher's α zu berechnen sowie um die Datensätze mittels χ^2-Test auf Abweichung von der erwarteten Logserien-Verteilung und auf Unterschiede zwischen α-Werten zu testen (Solow 1993), wurde das Computerprogramm „Species Diversity and Richness" (siehe Southwood & Henderson 2000: 470) benutzt. Die Chao1-Hochrechnungen auf die zu erwartende tatsächliche Artenzahl wurden mit dem Programm EstimateS 5.0.1 durchgeführt (Colwell 1997).

Um die Faunenähnlichkeit (β-Diversität) zwischen Krone und Unterwuchs unabhängig von der Vollständigkeit der Erfassung zu messen, verwendeten wir den NESS-Index (Grassle & Smith 1976), einen Index, der die Häufigkeit der einzelnen Arten in die Berechnung mit einbezieht. Dabei können durch Variation des Parameters m seltene Arten zunehmend höher gewichtet werden. Wir präsentieren hier die NESS-Werte für $m = 1$, die mit den Morisita-Indizes (Morisita 1959) übereinstimmen und damit den Vergleich mit anderen Untersuchungen erleichtern. Die NESS-Werte wurden mit Hilfe des Computerprogramms „Biodiv97" berechnet, das uns freundlicherweise von S. Messner (Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie, Universität Würzburg) zur Verfügung gestellt wurde.

Ergebnisse

Datengrundlage

Insgesamt konnten 1280 Großschmetterlinge gefangen und 150 Arten zugeordnet werden. Diese Daten beinhalten vier „Morphospezies", die aufgrund ihres abgeflogenen Zustandes ohne Genitaluntersuchung nicht mehr bestimmt werden konnten, jedoch keiner der anderen gefangenen Arten zugehörten. Der Anteil einzelner Familien am Datensatz ist Tabelle 2 zu entnehmen. Geometridae und Noctuidae stellten den größten Anteil an Individuen wie auch Arten, weshalb diese Gruppen zusätzlich einzeln analysiert wurden. Arctiidae und Drepanidae zeigten deutlich höhere Individuenzahlen in den Fängen im Naturwaldreservat als in denen im Wirtschaftswald, aber aufgrund der ungleichen saisonalen Verteilung der Fänge (Tabelle 1) kann hier, wie in Bezug auf einige andere Aspekte, nicht zweifelsfrei entschieden werden, ob tatsächlich ein derartiger Unterschied zwischen den Habitaten existiert oder ob es sich nur um einen saisonalen Effekt handelt. Eine Liste aller an den einzelnen Standorten nachgewiesenen Arten ist in der Anhangstabelle 6 zu finden.

α-Diversität

Tabelle 3 zeigt die Anzahl nachgewiesener Arten und gefangener Individuen sowie die Diversitätsmaße Fisher's α und Chao1 an allen Standorten. Sowohl Arten- und Individuenzahlen als auch die beiden Diver-

Tab. 3: Anzahl nachgewiesener Arten, Anzahl gefangener Individuen, α-Diversität und Chao1-Werte aller an Kronen- und Unterwuchsstandorten gefangenen Makrolepidopteren sowie separat für die Familien Geometridae und Noctuidae. Zulässig sind nur Vergleiche innerhalb eines Habitats (St1, St2), da Vergleiche zwischen den beiden Waldtypen nicht von saisonalen Effekten unterschieden werden können. Markierte Daten (*) weichen signifikant von der Logserien-Verteilung ab (χ^2-Tests, $p < 0{,}05$). In Klammern ist hinter den Chao1-Werten angegeben, um welchen Faktor die Schätzung über der Anzahl tatsächlich gefangener Arten liegt.

Alle Makrolepidoptera (150 Arten, 1280 Individuen)				
Fangort	Arten	Individuen	Fisher's α	Chao1
$St1_{Krone}$	90	416	35,3	176 (1,9)
$St1_{Unterwuchs}$	111	623	39,3	153 (1,4)
$St2_{Krone}$	32	77	20,5	60 (1,9)
$St2_{Unterwuchs}$	47	164	22,0	79 (1,7)
Nur Geometridae (75 Arten, 636 Individuen)				
Fangort	Arten	Individuen	Fisher's α	Chao1
$St1_{Krone}$	38	206	13,7	101 (2,5)
$St1_{Unterwuchs}$	60	307	22,3	98 (1,6)
$St2_{Krone}$	12	28	8,0	14 (1,2)
$St2_{Unterwuchs}$	21	95	8,3	27 (1,3)
Nur Noctuidae [incl. Nolidae] (49 Arten, 300 Individuen)				
Fangort	Arten	Individuen	Fisher's α	Chao1
$St1_{Krone}$	31	110	14,4	132 (4,1)
$St1_{Unterwuchs}$	27	146	9,7	34 (1,2)
$St2_{Krone}$*	8	14	7,8	20 (2,5)
$St2_{Unterwuchs}$	12	30	7,4	34 (2,4)

sitätsmaße zeigen in fast allen Fällen höhere Werte am Unterwuchsstandort als in der entsprechenden Baumkrone. Nur für die Noctuiden im Naturwaldreservat wurden trotz höherer Individuenzahlen am Boden mehr Arten in der Baumkrone nachgewiesen. Auch das Diversitätsmaß Fisher's α erreichte einen höheren Wert in der Krone, der allerdings nicht signifikant von dem des Unterwuchses abwich (Solow-Test: St1: $p_{2seitig} = 0{,}147$; St2: $p_{2seitig} = 0{,}581$). Auch für das gesamte erfaßte Nachtfalterartenspektrum konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Werten von Fisher's α in Unterwuchs und Baumkrone gefunden werden (Solow-Test: St1: $p_{2seitig} = 0{,}454$; St2: $p_{2seitig} = 0{,}816$), ein solcher zeigte sich allerdings für die Geometridae im Naturwaldreservat, die dort eine signifikant höhere Diversität im Unterwuchs zeigten (Solow-Test: St1: $p_{2seitig} = 0{,}010$; St2: $p_{2seitig} = 0{,}903$). Generell scheinen die Unterschiede der Diversität zwischen Krone und Boden im Naturwaldreservat ausgeprägter.

Die Diversität der Einzelfänge nahm im Verlaufe des Fangzeitraumes ab, was, wie bereits erwähnt, den direkten Vergleich der Waldtypen erschwert. Um dieses Problem der Saisonalität zumindest ansatzweise zu überwinden und eine Vergleichbarkeit der Daten für die beiden Habitate (Naturwaldreservat und Wirtschaftwald) zu erreichen, wurden separat zwei Fangtage gegenübergestellt, die nur 2 Tage auseinander lagen (St1: 13. Juli, St2: 15. Juli). Ein saisonaler Effekt auf die vorhandene Artengemeinschaft ist somit auszuschließen. Während für die Kronenfänge in den beiden Waldtypen keine signifikanten Unterschiede nachweisbar waren (Tabelle 4), zeigte sich der Unterwuchs des Naturwaldreservats deutlich diverser als der des bewirtschafteten Waldes.

Tab. 4: Anzahl nachgewiesener Arten und gefangener Individuen sowie Werte für das Diversitätsmaß Fisher's α an einzelnen Fangtagen Mitte Juli (siehe Text). Die Signifikanz der Unterschiede der α-Werte beider Waldtypen (St1/St2) wurden getrennt für Kronen- und Unterwuchsfänge mit einem Randomisierungstests (Solow 1993) überprüft. Keiner der Fänge zeigt eine signifikante Abweichung von der Logserien-Verteilung (χ^2-Tests, $p > 0{,}05$).

Fangort	Arten	Individuen	Fisher's α	Übereinstimmung der α-Werte
$St1_{Krone}$	40	103	24,0	$p_{2seitig} = 0{,}206$
$St2_{Krone}$	16	32	12,7	
$St1_{Unterwuchs}$	57	198	26,8	$p_{2seitig} < 0{,}002$
$St2_{Unterwuchs}$	23	88	10,1	

Ähnlichkeit der Artengemeinschaften

Die NESS-Indizes für die Ähnlichkeit der Artengemeinschaften von Unterwuchs und Baumkrone (jeweils für Natur- [St1] und Wirtschaftswald [St2]) sind in Graphik 1 angegeben. Stratifikation, also ein deutlich ausgeprägter Unterschied der Artengemeinschaften in verschiedenen Vegetationsschichten des Waldes (in diesem Fall: Unterwuchs und Baumkrone), kann für m = 1 (hohe Gewichtung der häufigen Arten) nicht nachgewiesen werden. Die Familie Noctuidae zeigt im Vergleich zu den Geometriden eine noch schwächere Tendenz zur Stratifikation (vergleiche Graphik 1). Die beiden Vegetationsschichten scheinen in Bezug auf diese beiden artenreichen Nachtfalterfamilien im Wirtschaftwald ähnlicher als im Naturwaldreservat. Brehm (2002) empfiehlt die Verwendung des jeweils maximal möglichen m-Wertes. Höhere m-Werte bestätigen eine generell hohe Übereinstimmung der Strata, die Unterschiede zwischen taxonomischen Gruppen (siehe oben) werden weniger deutlich.

Diskussion

Probleme der Methodik

Sowohl die Methodik des Lichtfangs als auch die verwendeten Auswertungstechniken haben sich als geeignete Methoden zur Erfassung der Diversität von Nachtfaltergemeinschaften bewährt (siehe Beck et al. 2001). Insbesondere das synchrone, „konkurrierende“ Leuchten im Kronen- und Unterwuchsstratum ist ein Weg, die Möglichkeit von Artefakten durch das Anlocken von Faltern in eine unnatürliche Flughöhe klein zu halten. Die verwendeten Maße für Diversität lieferten in anderen Studien (zum Beispiel Süssenbach & Fiedler 1999, Beck 1998) im allgemeinen kongruente Ergebnisse. Daß die

verwirklichte Erfassung der Gemeinschaft deutlich unter der (geschätzten) vorhandenen Gemeinschaft liegt, ist nicht überraschend und dürfte in den meisten Studien an artenreichen Insektengemeinschaften der Fall sein. Allerdings gibt es erst seit einigen Jahren adäquate Methoden, um diesen „Fehler“ zu quantifizieren. Eine vollständige Erfassung würde einen enorm hohen und meist nicht praktikablen Sammelaufwand mit sich bringen. So mußten zum Beispiel 42 000 Laufkäferindividuen in fränkischen Weinbergen gesammelt werden, um ca. 95 % der erwarteten Arten zu finden (A. Götzke, pers. Mitt.).

Da es nicht verwirklicht werden konnte, die Fangabende wie geplant gleichmäßig über den Sommer 1999 zu verteilen, wurden die beiden unterschiedlich genutzten Waldtypen über die Fangsaison nicht vergleichbar besammelt (vergleiche Tab. 1). Somit können Unterschiede zwischen den in den beiden Waldtypen erfaßten Artengemeinschaften nicht von jahreszeitlichen Effekten getrennt werden. Die Frage, ob das Naturwaldreservat eine höhere Nachtfalterdiversität beherbergt als der bewirtschaftete Wald, kann aus diesem Grund nicht zureichend beantwortet werden. Allerdings zeigte der Vergleich zweier Fangtage Mitte Juli, daß im Naturwaldreservat wohl tatsächlich eine höhere Diversität erwartet werden kann.

α-Diversität und Artenvielfalt

Unsere Aufsammlungen dokumentieren, daß die Baumkronenschicht temperater Buchenwälder keineswegs eine höhere Diversität oder Artenzahl von Nachtfaltern aufweist als der Unterwuchs. Dies konnte sowohl für das gesamte Artenspektrum der Makrolepidoptera als auch für die beiden darauf hin untersuchten Familien Noctuidae und Geometridae gezeigt werden. Vielmehr konnte bei fast allen Vergleichen ein Trend zu höherer Diversität im Unterwuchs gefunden werden, der jedoch nur im Naturwaldreservat für die Familie Geometridae signifikant war. Dies entspricht den Befunden an verschiedenen Nachtfaltergruppen im tropischen Tieflandregenwald von Borneo (Schulze 2000, Beck et al. 2001, Schulze et al. 2001), die mit identischer Methodik erfaßt wurden. Für Geometridae, Pyraloidae, Arctiinae und Syntominae konnte dabei eine gleiche oder niedrigere Diversität in der Baumkrone als im Unterwuchs aufgezeigt werden, was zum Teil auch durch andere Studien belegt wurde (Willott 1999, Intachat & Holloway 2000). Lediglich Schwärmer wiesen in den Baumkronen eine deutlich höhere Diversität und Abundanz auf (Schulze 2000, Schulze & Fiedler 1997).

Die niedrigere Diversität der Kronenfauna könnte ein Resultat geringerer Phytodiversität in der Kronenschicht sein. Zusammenhänge zwischen Pflanzen- und Lepidopterendiversität wurden auf lokaler Ebene beobachtet (zum Beispiel Beck et al. 2001, siehe auch dort zitierte Referenzen), wenn auch die Verbreitung von Wirtspflanzen nicht die alleinige Determinante der Verbreitung von phytophagen Insekten ist (vergleiche Quinn et al. 1997, Gaston 2000). Holloway (1989) nennt als eine mögliche Erklärung für die beobachtbare, im Vergleich zum Unterwuchs niedrigere Baumkronendiversität verschiedener Lepidopterentaxa in malaiischen Wäldern, daß ein großer Teil der Blattbiomasse der Kronenschicht von Dipterocarpaceen gestellt wird. Die Dominanz dieser Pflanzenfamilie könnte eine geringere Diversität der Herbivoren in der Kronenregion nach sich ziehen (siehe auch Intachat & Holloway 2000). In den von uns beprobten Laubwäldern wird die Baumkronenschicht stark von Buchen dominiert, so daß sich hier ein ähnliches Szenario bietet und auch in Buchenwäldern eine höhere Diversität im Kronenraum nicht zu erwarten ist.

Thomas & Thomas (1994) und Thomas (1996) fingen Nachtfalter in einem temperaten Laubwald im Südosten Kanadas. Ihr Vergleich der Lichtfänge über dem Kronendach sowie im „Unterwuchs“ (6,4 m Höhe) zeigte ebenfalls einen Trend zu höherer Diversität im tiefer gelegenen Stratum für die Familie Geometridae auf. Allerdings wurden Unterwuchs- und Kronenfänge in unterschiedlichen Jahren durchgeführt, was die Vergleichbarkeit der Daten stark einschränkt. Für die Gesamtheit aller Makrolepidopteren wurde allerdings eine höhere Diversität in der Krone gefunden, wobei aus dieser Studie nicht ersichtlich ist, welche taxonomische Untergruppe dieses Ergebnis bewirkte. LeCorff & Marquis (1999) fanden in Untersuchungen an amerikanischen *Quercus*-Arten, daß bei gleicher Individuenzahl im Unterwuchs hier eine deutlich höhere Diversität an herbivoren Insekten (zum größten Teil Lepidopterenlarven) vorzufinden war als im Kronenbereich (15–20 m Höhe). Holmes & Schultz (1988) hingegen dokumentierten an drei nordamerikanischen Baumarten eine höhere Individuenzahl von Lepidopterenraupen im Kronenbereich.

In Tabelle 5 sind Arten- und Individuenzahlen sowie Werte für Fisher's α als Diversitätsmaß für einige Untersuchungen an Nachtfaltern aufgelistet. Aufsammlungen aus dem tropischen Bereich zeigen erwartungsgemäß eine um ein vielfaches höhere Diversität. Selbst auf stark gestörten Agrarflächen in Borneo wurden mehr als doppelt so hohe α-Werte für Geometriden als im Naturwaldreservat im Steigerwald gefunden.

Um abzuschätzen, mit wie vielen Nachtfalterarten in unseren Untersuchungsgebieten zur Fangzeit tatsächlich zu rechnen war, verwendeten wir das Hochrechnungsverfahren Chao1, welches in anderen Studien realistische Werte lieferte (zum Beispiel Peterson & Slade 1998, Mühlenberg 1999, Süssenbach & Fiedler 1999). Die Schätzungen für unsere Waldstandorte lagen dabei zwischen 60 und 176 zu erwartenden Arten. Hacker (1997) führte umfangreiche Aufnahmen der Lepidopterenfauna in 15 bayerischen Naturwaldreservaten durch. Die dabei gefundenen Artenzahlen für Makrolepidoptera (inklusive tagaktive Arten, aber ohne Papilionoidea und Hesperioidea; Tabelle 5) lagen zwischen 101 und 168, wobei der Autor schätzt, daß etwa 75–90 % der tatsächlichen Fauna gefangen wurde. Dies spricht dafür, daß die

Tab. 5: Gefundene Individuen- und Artenzahlen sowie die daraus berechneten Fisher's-α-Werte aus verschiedenen Arbeiten zur Diversität von nachtaktiven Lepidopteren aus temperaten und tropischen Regionen. Fehlende Werte wurden zum Teil in den Originalarbeiten nicht angegeben. Beim Vergleich der α-Werte muß berücksichtigt werden, daß die Fangperioden der Studien unterschiedlich lang waren. Die Tabelle ist zum Teil Süssenbach & Fiedler (1999) und Mühlenberg (1999) entnommen. — [1] Daten beziehen sich auf Untersuchungen im Stadtwald Iphofen/Unterfranken (Eichenwald) vor Dimilin-Einsatz zur Schwammspinnerbekämpfung. In den Jahren danach wurden deutlich geringere Artenzahlen gefunden. — [2] Daten beinhalten auch tagaktive Arten, ausgeschlossen wurden aber die Rhophalocera.

Region	Taxon	Arten	Individuen	Fisher's α	Quelle
Temperat					
Oberfranken	Makrolepidoptera	32–111	77–623	21–39	diese Studie
Oberfranken	Makrolepidoptera[2]	101–268	–	–	Hacker (1987)
Oberfranken	Makrolepidoptera	146–343	–	–	ABE (1995)
Unterfranken	Makrolepidoptera[1]	237	–	–	Hacker (1997)
Niedersachsen	Makrolepidoptera	–	–	68	Meineke (1984)
Rheinland	Nachtfalter	–	–	10–30	Mörtter (1988)
Nordirland	Makrolepidoptera	47–101	664–2358	12–21	Magurran (1985)
Südnorwegen	Makrolepidoptera	199–210	13626–15405	33–34	Bakke (1974)
USA (Südost)	Makrolepidoptera[2]	380	63900	54	Butler et al. (1999)
USA (Südost)	Makrolepidoptera	400	–	–	Butler & Kondo (1991)
Kanada (Südost)	Makrolepidoptera	255	6088	54	Thomas & Thomas (1994)
Kanada (Südost)	Makrolepidoptera	269	4903	61	Thomas (1996)
Oberfranken	Geometridae	12–60	28–307	8–22	diese Studie
Oberfranken	Geometridae	66–88	307–2031	16–26	Mühlenberg (1999)
Unterfranken	Geometridae[1]	88	–	–	Hacker (1997)
Bayern	Geometridae	73–172	865–8105	17–34	Hausmann (1990)
Bayern	Geometridae	49–69	307–2031	14–16	Ley (1988)
Niedersachsen	Geometridae	–	–	28	Meineke (1984)
Großbritannien	Geometridae	–	–	15	Barlow & Woiwod (1989)
Großbritannien	Geometridae	32–46	263–367	10–14	Usher & Keiller (1998)
Nordirland	Geometridae	23–47	408–1357	6–9	Magurran (1985)
USA (Ost)	Geometridae[2]	105	35887	13	Butler et al. (1999)
USA (Ost)	Geometridae	102	–	13–16	Butler & Kondo (1991)
Kanada (Südost)	Geometridae	78	2011	16	Thomas & Thomas (1994)
Kanada (Südost)	Geometridae	67–86	1273–2012	15–16	Thomas (1996)
Oberfranken	Noctuidae	8–31	14–146	7–14	diese Studie
Oberfranken	Noctuidae	88–106	1039–1976	23–24	Süssenbach & Fiedler (1999)
Unterfranken	Noctuidae[1]	96	–	–	Hacker (1997)
Niedersachsen	Noctuidae	–	–	28	Meineke (1984)
Niederösterreich	Noctuidae	99–156	1410–4044	24–32	Malicky (1974)
Nordirland	Noctuidae	17–37	238–664	4–9	Magurran (1985)
Süd-Norwegen	Noctuidae	140–155	12315–14343	22–24	Bakke (1974)
USA (Ost)	Noctuidae[2]	203	18362	32	Butler et al. (1999)
Tropisch					
Sabah/Borneo	Nachtfalter	–	–	208–350	Chey et al. (1997)
Sarawak/Borneo	Makrolepidoptera	–	–	30–400	Holloway (1984)
Sabah/Borneo	Geometridae	74–159	186–448	38–128	Beck (1998), Schulze (2000)
Malaysia (West)	Geometridae	–	–	38–73	Intachat et al. (1997)
Ecuador	Geometridae	130–290	384–1200	69–130	Brehm (2002)
Malaysia (West)	Noctuidae	–	–	104	Barlow & Woiwod (1989)
Sarawak/Borneo	Noctuidae	–	–	251	Holloway (1984)
Sabah/Borneo	Noctuidae	–	–	44–170	Holloway et al. (1992)

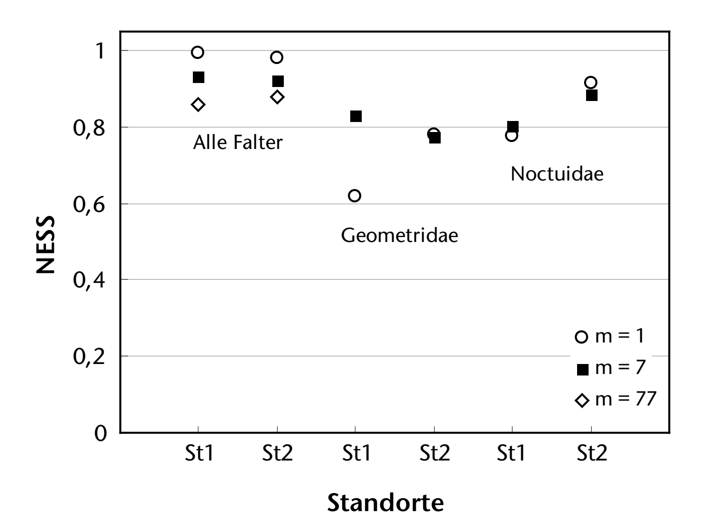
geschätzten Artenzahlen für unsere Untersuchung im Naturwaldreservat „Brunnstube“ in einem realistischen Rahmen liegen.

Ähnlichkeit der Artengemeinschaften

Für die Ähnlichkeit der Nachtfalterfauna (exklusive sogenannte Kleinschmetterlinge) in Baumkrone und Unterwuchs fanden wir sehr hohe $NESS_{m=1}$-Werte. Die Werte für die Familie Geometridae lagen niedriger als die für die Familie Noctuidae. Letztere sind deutlich kräftigere Flieger, so daß eine stärkere Vermischung der Gemeinschaften nicht überraschend ist. $NESS_{m=1}$-Werte von 0,24, 0,52 und 0,78 liegen für Geometridengemeinschaften in Kronen- und Unterwuchsschicht eines Regenwaldes in Nordborneo vor. Es zeigt sich also eine zum Teil deutlich unterschiedlichere Artenzusammensetzung an 2 von 3 der tropischen Aufsammlungen. In diese Richtung weisen auch die Ergebnisse von Willott (1999) für große Aufsammlungen von Makrolepidopteren in einem Primärregenwald in Nordborneo, wo $NESS_{m=20}$-Werte von 0,26–0,47 gefunden wurden. Hier muß allerdings berücksichtigt werden, daß Boden- und Kronenstandorte nicht direkt beisammen lagen.

Warum Stratifikation?

In dieser Untersuchung sowie in analogen Studien wurden Unterschiede von Artengemeinschaften in unterschiedlichen Vegetationsschichten des Waldes analysiert. Dabei ist nicht davon auszugehen, daß die Höhe der einzelnen Strata selbst die gefundenen Unterschiede bewirkt. Dies wäre zum Beispiel möglich für Artengemeinschaften von Organismen, die nicht oder nur sehr schlecht fliegen oder klettern können. Vielmehr ändern sich mit der Höhe der einzelnen Vegetationsschichten ein ganzes Spektrum verschiedener Parameter (Parker & Brown 2000), welche auch einen Einfluß auf die Vertikaleinnischung von Nachtfaltern haben könnten. Neben graduellen Veränderungen bedeutender mikroklimatischer Parameter entlang des Gradienten vom Boden bis in die Baumkrone könnten die Imagines bestimmter Arten bevorzugt in der Höhe fliegen, in welcher ihre larvalen Futterpflanzen zu finden sind (vergleiche Beccaloni 1997). Da für die Raupen praktisch aller gefangenen Arten entsprechende Wirtspflanzeninformationen vorliegen, wäre dieser hypothetische Zusammenhang mit Hilfe einer Aufnahme der Pflanzengemeinschaften in den verschiedenen Höhenschichten überprüfbar. Andererseits könnte auch die vertikale Verteilung nachtaktiver, fluginsektenjagender Räuber eine bedeutende Rolle spielen. Wer keine guten Abwehrmaßnahmen gegen solche Feinde hat, sollte sich besser in einem Habitat aufhalten, wo diese Feinde eher selten sind. Wichtige Prädatoren nachtaktiver Lepidopteren sind Fledermäuse (zum Beispiel Dunning et al. 1992, Rydell et al. 1996). Eine Vielzahl von Verhaltensweisen und morphologischen Strukturen von Nachtfaltern sind als Anpassung an diesen Räuberdruck zu werten (zum Beispiel Dunning et al. 1992, Fullard et al. 1970, Rydell 1995, Rydell



Graphik 1: NESS-Indizes (Grassle & Smith 1976) als Maß für die Ähnlichkeit der Nachtfaltergemeinschaften von Unterwuchs und Baumkrone, für das gesamte Artenspektrum sowie für die Familien Geometridae und Noctuidae. Eine völlige Übereinstimmung der Aufsammlungen würde zu Werten von 1 führen, Gemeinschaften ohne Artenüberlappung zu 0-Werten. Gezeigt werden NESS-Werte für $m = 1$ (Morisita-Index), $m = 7$ (m_{max} für alle Vergleiche) und $m = 77$ (m_{max} nur für Vergleiche aller Falter). Höhere m-Werte führen zu höherer Gewichtung der weniger häufigen Arten (Grassle & Smith 1976) und zu geringerem Einfluß von Sammelartefakten (Brehm 2002: 103–109).

& Lancaster 2000, Yack 1988). Um die tatsächliche Bedeutung von Fledermäusen als Prädatoren im Kontext der vertikalen Stratifikation von Nachtfaltern beleuchten zu können, müßten detaillierte Studien durchgeführt werden, die versuchen, die Abundanz beziehungsweise die Aktionsräume fluginsektenjagender Fledermäuse in Beziehung zu bestimmten Eigenschaften der Struktur der Nachtfalterzönosen der jeweiligen Vegetationsschicht zu setzen (Schulze 2000).

Ein weiterer Grund für Stratifikation könnte die Höhenabhängigkeit der Vegetationsdichte sein (Parker & Brown 2000). So sollte eine unterschiedliche Vegetationsdichte unterschiedliche Anforderungen an die Manövrierfähigkeit einzelner Arten stellen. Schulze et al. (2001) vermuten zum Beispiel, daß Schwärmer (Sphingidae) in tropischen Wäldern bevorzugt über den Kronen oder im oberen Kronendach zu finden sind, da sie als schnelle Flieger hier weniger von der Vegetation behindert werden. Umgekehrt könnten flugschwache Arten die Windstille unterer Schichten der Waldes bevorzugen. Generell ist zu beachten, daß solche erklärenden Parameter häufig, aber nicht notwendigerweise, mit der Höhe korrelieren (Parker & Brown 2000).

Danksagung

Wir danken dem Forstamt Ebrach, insbesondere dem Forstamtsleiter Herrn Plochmann, für die unbürokratische Weise, in der er uns diese Arbeit ermöglichte. Revierförster Andreas Balling half uns bei der Auswahl der Flächen. Besonderer Dank gilt Julia Voss, die uns eine essentielle Hilfe bei der Feldarbeit war. Konrad Fiedler (Universität Bayreuth) danken wir sehr für wertvolle Ratschläge und logistische Unterstützung, sowie Roswitha Mühlenberg für Einsicht in ihre Diplomarbeit.

Anhangstabelle 6: Checkliste der gefangenen Arten und Morphospezies (+ = Anwesenheit im Habitat).

Familie *Art*	St1$_{Kr}$	St1$_{Un}$	St2$_{Kr}$	St2$_{Un}$
Hepialidae				
Hepialus humuli (Linnaeus, 1758)				+
Limacodidae				
Apoda limacodes (Hufnagel, 1766)	+	+		
Lasiocampidae				
Malacosoma neustria (Linnaeus, 1758)		+	+	
Dendrolimus pini (Linnaeus, 1758)	+	+		
Euthrix potatoria (Linnaeus, 1758)		+		+
Sphingidae				
Laothoe populi (Linnaeus, 1758)		+		
Hyloicus pinastri (Linnaeus, 1758)	+			
Pergesa elpenor (Linnaeus, 1758)		+	+	
Drepanidae				
Thyatira batis (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Habrosyne pyritoides (Hufnagel, 1766)	+			
Tethea or ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		
Tetheella fluctuosa (Hübner, 1803)	+	+	+	+
Ochropacha duplaris (Linnaeus, 1761)	+	+		+
Watsonalla cultraria (Fabricius, 1775)	+	+	+	+
Drepana falcataria (Linnaeus, 1758)		+		
Geometridae				
Calospilos sylvata (Scopoli, 1763)	+	+		
Lomaspilis marginata Hübner, 1825		+		+
Ligdia adustata ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		+
Macaria notata (Linnaeus, 1758)	+			
Macaria alternata ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		+
Macaria signaria (Hübner, 1809)	+	+		
Macaria liturata (Clerck, 1759)	+	+	+	
Chiasmia clathrata (Linnaeus, 1758)				+
Epione repandaria (Hufnagel, 1767)		+		
Ennomos quercinaria (Hufnagel, 1767)	+			
Selenia dentaria (Fabricius, 1775)		+		
Selenia lunularia (Hübner, 1788)		+		
Ourapteryx sambucaria (Linnaeus, 1758)		+		
Biston betularia (Linnaeus, 1758)	+			
Agriopis leucophaearia ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+			
Peribatodes secundaria ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		+
Deileptenia ribeata (Clerck, 1759)	+	+		
Alcis repandata (Linnaeus, 1758)	+	+		
Hypomecis roboraria ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		
Hypomecis puncticostalis (Scopoli, 1763)		+		

Familie *Art*	St1$_{Kr}$	St1$_{Un}$	St2$_{Kr}$	St2$_{Un}$
Ectropis crepuscularia ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+	+	
Paradarisa consonaria (Hübner, 1799)		+		
Cabera pusaria (Linnaeus, 1758)	+	+		+
Cabera exanthemata (Scopoli, 1763)		+		
Lomographa temerata ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		
Campaea margaritata (Linnaeus, 1767)	+	+		
Hylaea fasciara (Linnaeus, 1758)	+	+		
Geometra papilionara (Linnaeus, 1758)		+		+
Hemithea aestivaria (Hübner, 1789)	+	+		
Jodis putata (Linnaeus, 1758)		+		
Cyclophora ruficiliaria (Herrich-Schäffer, 1855)	+	+		
Cyclophora porata (Linnaeus, 1767)			+	+
Cyclophora quercimontaria (Bastelberger, 1897)	+	+	+	+
Cyclophora linearia (Hübner, 1799)	+	+	+	+
Timandra griseata Petersen, 1902	+	+		
Idaea biselata (Hufnagel, 1767)	+	+		+
Idaea fuscovenosa (Goeze, 1781)		+		
Idaea aversata (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Scotopteryx chenopodiata (Linnaeus, 1758)	+	+		
Xanthorhoe montanata ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		
Xanthorhoe biriviata (Borkhausen, 1794)	+	+		+
Xanthorhoe quadrifasciata (Clerck, 1759)		+		
Catarhoe rubidata ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+			
Epirrhoe molluginata (Hübner, 1813)		+		
Camptogramma bilineata (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Mesoleuca alibicillata (Linnaeus, 1758)		+		
Lampropteryx suffumata ([Denis & Schifferm.], 1775)	+	+		+
Cosmorhoe ocellata Hübner, 1825		+		+
Eulithis pyraliata ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		
Eulithis prunata (Linnaeus, 1758)		+		
Ecliptopera silaceata ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		
Ecliptopera capitata (Herrich-Schäffer, 1839)		+		
Chloroclysta truncata (Hufnagel, 1767)	+	+	+	+
Plemyria rubiginata ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		
Thera obeliscata (Hübner, 1787)		+		
Hydrelia flammeolaria (Hufnagel, 1767)	+	+		
Eustroma reticulata ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+	+	+
Colostygia laetaria (de la Harpe, 1853)		+		
Colostygia pectinataria (Knoch, 1781)	+	+		+
Hydriomena furcata (Thunberg, 1784)	+	+	+	+
Spargania luctuata Guenée, 1857	+	+	+	
Triphosa dubitata (Linnaeus, 1758)	+			

Familie *Art*	$St1_{Kr}$	$St1_{Un}$	$St2_{Kr}$	$St2_{Un}$
Euphyia biangulata (Haworth, 1809)	+			
Perizoma alchemillata (Linnaeus, 1758)	+	+		
Perizoma albulata ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		
Psychophora didymata (Linnaeus, 1758)				+
Eupithecia icterata (Villers, 1789)		+		
Eupithecia conterminata (Lienig & Zeller, 1846)		+		
Chloroclystis v-ata (Haworth, 1809)		+		
Euchoeca nebulata (Scopoli, 1763)	+	+		
Lobophora halterata (Hufnagel, 1767)			+	
Notodontidae				
Notodonta dromedaries (Linnaeus, 1758)	+		+	
Notodonta tritophus ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		+
Notodonta ziczac (Linnaeus, 1758)	+			
Drymonia obliterata (Esper, 1785)	+	+		+
Ptilodon capucina (Linnaeus, 1758)				+
Stauropus fagi (Linnaeus, 1758)	+	+	+	
Noctuidae				
Acronycta psi (Linnaeus, 1758)	+			
Acronicta megacephala ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+			
Oligia versicolor (Borkhausen, 1792)	+			
Oligia latruncula ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		
Acronicta rumicis (Linnaeus, 1758)	+			
Craniophora ligustri ([Denis & Schiffermüller], 1775)		+		
Herminia grisealis ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		+
Zanclognatha lunalis (Scopoli, 1763)	+	+		
Laspeyria flexula ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		
Hypena proboscidalis (Linnaeus, 1758)		+		+
Rivula sericealis (Scopoli, 1763)	+	+	+	+
Diachrysia chrysitis (Linnaeus, 1758)		+		
Autographa pulchrina (Haworth, 1809)	+			
Abrostola asclepiadis ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		
Protodeltote pygarga (Hufnagel, 1766)	+	+		
Trisateles emortualis ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		
Amphipyra pyramidea (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Euplexia lucipara (Linnaeus, 1758)	+	+		
Ipimorpho subtusa ([Denis & Schiffermüller], 1775)			+	
Cosmia trapezina (Linnaeus, 1758)	+	+		+
Autographa gamma (Linnaeus, 1758)	+		+	+
Autographa jota (Linnaeus, 1758)	+			
Parastichtis ypsillon ([Denis & Schiffermüller], 1775)			+	
Omphaloscelis lunosa (Haworth, 1809)		+		

Familie *Art*	$St1_{Kr}$	$St1_{Un}$	$St2_{Kr}$	$St2_{Un}$
Blepharita satura ([Denis & Schiffermüller], 1775)				+
Mesapamea secalis (Linnaeus, 1758)	+			
Melanchra persicariae (Linnaeus, 1761)	+	+		
Polia nebulosa (Hufnagel, 1766)		+		
Mythimna turca (Linnaeus, 1761)		+		
Mythimna farrago (Fabricius, 1787)	+			+
Ochropleura plecta (Linnaeus, 1761)	+	+		+
Diarsia dahlii (Hübner, 1813)	+			
Diarsia brunnea ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+	+	
Noctua pronuba Linnaeus, 1758	+	+	+	+
Noctua interposita (Hübner, 1790)		+		
Paradiarsia punicea (Hübner, 1803)	+	+		
Eurois occulta (Linnaeus, 1758)		+		
Xestia c-nigrum (Linnaeus, 1758)			+	+
Xestia ditrapezium ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+	+		
Rhyacia triangulum (Hufnagel, 1766)	+	+		
Xestia baja ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+			
Xestia rhomboidea (Esper, 1790)	+	+		+
Cerastis rubricosa ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+			
Anaplectoides prasina ([Denis & Schiffermüller], 1775)	+			
Pantheidae				
Colocasia coryli (Linnaeus, 1758)		+		+
Lymantriidae				
Lymantria monacha (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Arctornis l-nigrum (Müller], 1764)	+	+		
Nolidae				
Nycteola revayana (Scopoli, 1772)	+			
Pseudoips prasinana (Linnaeus, 1758)				+
Arctiidae				
Miltochrista miniata (Forster, 1771)	+	+	+	+
Lithosia quadra (Linnaeus, 1758)	+	+	+	
Eilema complana (Linnaeus, 1758)			+	
Eilema lurideola (Zincken, 1817)	+	+	+	+
Spilosoma lubricipeda (Linnaeus, 1758)		+		
Unbestimmte Morphospecies				
Noctuidae				
Noctuidae sp. 1		+		
Noctuidae sp. 2	+			
Geometridae				
Geometridae sp. 1	+			
Eupithecia sp.		+		

Literatur

ABE — Arbeitsgemeinschaft Nordbayerischer Entomologen e.V. (Hrsg.) (1995): Die Nachtfalterfauna ausgesuchter Sandgebiete Bayerns und ihre Veränderung in den letzten Jahrzehnten. 1. Beitrag: Sandgebiete in den Landkreisen Bamberg und Forchheim (Insecta: Lepidoptera). — Beiträge zur bayerischen Entomofaunistik **1:** 1–31.

Bakke, A. (1974): Abundance and diversity in the fauna of nocturnal moths at two sites in South Norway. — Norsk Entomologisk Tidsskrift **21:** 173–184.

Barlow, H. S., & Woiwod, I. P. (1989): Moth diversity of a tropical forest in Peninsular Malaysia. — Journal of Tropical Ecology **5:** 37–50.

Basset, Y., Aberlanc, H.-P., & Delvare, G. (1992): Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. — Ecological Entomology **17:** 310–318.

Beccaloni, G. W. (1997): Vertical stratification of ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationship between adult flight height and larval hostplant height. — Biological Journal of the Linnean Society **62:** 313–341.

Beck, J. (1998): Zur Diversität von Spannern (Lepidoptera: Geometridae) in verschieden gestörten Habitattypen auf Borneo. — Diplomarbeit (unveröff.), Universität Würzburg.

——, Schulze, C. H., Linsenmair, K. E., & Fiedler, K. (2001): From forest to farmland: diversity of geometrid moths along two habitat gradients on Borneo. — Journal of Tropical Ecology **18:** 33–51.

Brehm, G. (2002): Diversity of Geometrid moths in a montane rainforest in Ecuador. — Dissertation, Universität Bayreuth.

Butler, L., & Kondo, V. (1991): Macrolepidopterous moths collected by blacklight trap at Cooper's Rock State Forest, West Virginia: a baseline study. — West Virginia University Agricultural and Forestry Experimental Station Bulletin **705:** 1–25.

——, ——, Barrows, E. M., & Townsend, E. C. (1999): Effects of weather conditions and trap types on sampling for richness and abundance of forest Lepidoptera. — Environmental Entomology **28:** 795–811.

Chazdon, R. L., Colwell, R. K., Denslow, J. S., & Guariguata, M. R. (1998): Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica. — S. 285–309 *in:* Dallmeier, F., & Corniskey, J. A. (Hrsg.), Forest biodiversity research and modeling — conceptual backgrounds and old world case studies. — Smithsonian Institution (Washington D.C.), UNESCO (Paris) & The Parthenon Publishing Group.

Chey, V. K., Holloway, J. D., & Speight, M. R. (1997): Diversity of moths in forest plantations and natural forests in Sabah. — Bulletin of Entomological Research **87:** 371–385.

Colwell, R. K. (1997): EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, Version 5. — Handbuch und Computerprogramm im Internet erhältlich unter: http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates (Stand der URL: ix. 2002).

DeVries, P. J., Murray, D., & Lande, R. (1997): Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. — Biological Journal of the Linnean Society **62:** 343–364.

Dunning, D. C., Acharya, L., Merriman, C. B., & Dal Ferro, L. (1992): Interactions between bats and arctiid moths. — Canadian Journal of Zoology **70:** 2218–2223.

Fullard, J. H., Fenton, M. B., & Simmons, J. A. (1970): Jamming bat echolocation: the clicks of arctiid moths. — Canadian Journal of Zoology **57:** 647–649.

Gaston, K. J. (2000): Global patterns in biodiversity. — Nature **405:** 220–227.

Grassle, J. F., & Smith, W. (1976): A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities. — Oecologia **25:** 13–22.

Hacker, H. (1987): Die Schmetterlinge (Lepidoptera) der bayerischen Naturwaldreservate, Teil I. — Schriftenreihe des Bayerischen Landesamts für Umweltschutz **77:** 113–164.

—— (1997): Massenvermehrung des Schwammspinners (*Lymantria dispar* L.) in Mainfranken in den Jahren 1992 bis 1994. Untersuchungen zur Wirkung der Dimilin-Behandlung auf das Artenspektrum der Begleitfauna von Eichenwäldern (Beitrag II). — Beiträge zur bayerischen Entomofaunistik **2:** 1–21.

Hausmann, A. (1990): Zur Dynamik von Nachtfalter-Artenspektren. — Spixiana, München, **Supplementum 16:** 1–222.

Hayek, L.-A. C., & Buzas, M. A. (1997): Surveying natural populations. — New York (Columbia Univ. Press).

Holloway, J. D. (1984): The larger moths of the Gunung Mulu National Park; a preliminary assessment of their distribution, ecology, and potential as environmental indicators. —Sarawak Museum Journal **30:** 149–190.

—— (1989): The moths of Borneo: family Noctuidae, trifine subfamilies: Noctuinae, Heliothinae, Hadeninae, Acronictinae, Amphipyrinae, Agaristinae. — Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.

——, Kirk-Spring, A. H., & Chey, V. K. (1992): The response of some rain forest insect groups to logging and conversion to plantation. — Philosophical Transaction of the Royal Society, London, (B) **335:** 425–436.

Holmes, R. T., & Schultz, J. C. (1988): Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. — Canadian Journal of Zoology **66:** 720–728.

Intachat, J., & Holloway, J. D. (2000): Is there stratification in diversity or preferred flight height of geometer moths in Malaysian lowland tropical rainforest? — Biodiversity and Conservation **9:** 1417–1439.

——, ——, & Speight, M. R. (1997): The effects of different forest management practices on geometrical moth populations and their diversity in Peninsular Malaysia. — Journal of Tropical Forest Science **9:** 411–430.

Karsholt, O., & Razowski, J. (Hrsg.) (1996): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. — Stenstrup (Apollo Books).

Kato, M., Inoue, T., Hamid, A. A., Nagamitsu, T., Merdek, M. B., Nona, A. R., Itino, T., Yamane, S., & Yumoto, T. (1995): Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. — Research in Population Ecology **37:** 59–79.

Kim, K. C. (1993): Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. — Biodiversity and Conservation **2:** 191–214.

LeCorff, J., & Marquis, R. J. (1999): Differences between understorey and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. — Ecological Entomology **24:** 46–58.

Ley, K. (1988): Ökologische Untersuchungen zur Nachtfalterfauna (Makrolepidoptera) in vier unterschiedlich beeinflußten

Habitaten des Nationalparks Bayerischer Wald. — Diplomarbeit (unveröff.), Universität Würzburg.

Magurran, A. E. (1985): The diversity of Macrolepidoptera in two contrasting woodland habitats at Banagher, Northern Ireland. — Proceedings of the Royal Irish Academy **85 (B):** 121–132.

Malicky, H. (1974): Der Einfluß des Standortes einer Lichtfalle auf das Anflugergebnis der Noctuidae (Lepidoptera). — Folia Entomologica Hungarica **27:** 113–127.

Meineke, T. (1984): Untersuchungen zur Struktur, Dynamik und Phänologie der Großschmetterlinge (Insecta, Lepidoptera) im südlichen Niedersachsen. — Mitteilungen zur Fauna und Flora Süd-Niedersachsens **6:** 1-453.

Moffet, M. W., Lowman, M. D. (1995): Canopy access techniques. — S. 3–26 *in:* Lowman, M. D., & Nadkarni, N. M. (Hrsg.), Forest canopies. — San Diego (Academic Press).

Mörtter, R. (1988): Vergleichende Untersuchungen zur Faunistik und Ökologie der Lepidopteren in unterschiedlich strukturierten Waldflächen im Kottenforst bei Bonn. — Neue Entomologische Nachrichten, Keltern, **21:** 1–182.

Mühlenberg, R. (1999): Zur Struktur von Nachtfalter-Artengemeinschaften (Lepidoptera: Geometridae und Pyralidae) in unterschiedlich strukturierten Waldhabitaten. — Diplomarbeit (unveröff.), Universität Bayreuth.

Muirhead-Thompson, R. C. (1991): Trap responses of flying insects. — London (Academic Press).

Parker, G. G., & Brown, M. J. (2000): Forest canopy stratification — is it useful? — American Naturalist **155:** 473–484.

Peterson, A. T., & Slade, N. A. (1998): Extrapolating inventory results into biodiversity estimates and the importance of stopping rules. — Diversity and Distribution **4:** 95–105.

Pogue, M. G. (1999): Preliminary estimates of Lepidoptera diversity from specific sites in the Neotropics using complementarity and species richness estimators. — Journal of the Lepidopterists' Society **53:** 65–71.

Quinn, R. M., Gaston, K. J., & Roy, D. B. (1997): Coincidence between consumer and host occurrence: macrolepidoptera in Britain. — Ecological Entomology **22:** 197–208.

Robinson, G. S. (1998): Bugs, hollow curves and species-diversity indexes. — Stats **21:** 8–13.

Rydell, J. (1995): Echolocating bats and hearing moths: who are the winners? — Oikos **73:** 419–424.

——, Entwistle, A., & Racey, P. A. (1996): Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. — Oikos **76:** 243–252.

——, & Lancaster, W. C. (2000): Flight and thermoregulation in moths were shaped by predation from bats. — Oikos **88:** 13–18.

Schulze, C. H. (2000): Auswirkungen anthropogener Störungen auf die Diversität von Herbivoren — Analyse von Nachtfalterzönosen entlang von Habitatgradienten in Ost-Malaysia. — Dissertation, Universität Bayreuth.

——, & Fiedler, K. (1997): Patterns of diversity and vertical stratification in hawkmoths of a Bornean rain forest. — Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie **11:** 767–770.

——, Linsenmair, K. E., & Fiedler, K. (2001): Understorey versus canopy — patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rainforest. — Plant Ecology **153:** 133–152.

Solow, A. R. (1993): A simple test for change in community structure. — Journal of Animal Ecology **62:** 191–193.

Southwood, T. R. E., & Henderson, P. A. (2000): Ecological methods (3. Ausg.). — Oxford (Blackwell Science).

Süssenbach, D., & Fiedler, K. (1999): Noctuid moths attracted to fruit baits: testing models ands methods of estimating species diversity. — Nota lepidopterologica **22:** 115–154.

——, & —— (2000): Faunistische Ergebnisse einer Köderfangstudie an Eulenfaltern (Noctuidae) im Obermain-Hügelland. — Berichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Bayreuth **24:** 255–272.

Sutton, S. L., Ash, C. P. J., & Grundy, A. (1983): The vertical distribution of flying insects in lowland rain-forests of Panama, Papua New Guinea and Brunei. — Zoological Journal of the Linnean Society **78:** 287–297.

Thomas, A. W. (1996): Light-trap catches of moths within and above the canopy of a northeastern forest. — Journal of the Lepidopterists' Society **50:** 21–45.

——, & Thomas, G. M. (1994): Sampling strategies for estimating moth species diversity using a light trap in a northeastern softwood forest. — Journal of the Lepidopterists' Society **48:** 85–105.

Usher, M. B., & Keiller, S. W. L. (1998): The macrolepidoptera of farm woodlands: determinants of diversity and community structure. — Biodiversity and Conservation **7:** 725–748.

Willott, S. L. (1999): The effects of selective logging on the distribution of moths in a Bornean rainforest. — Philosophical Transactions of the Royal Society, London, (B) **354:** 1783–1790.

Yack, J. E. (1988): Seasonal partitioning of atympanate moths in relation to bat activity. — Canadian Journal of Zoology **66:** 753–755.

Eingang: 30. ix. 2002

 ISSN 0723-9912